OS, MUSCLES ET LIGAMENTS DE LA RÉGION CÉPHALIQUE DE *CILIATA MUSTELA* (LINNE, 1758) (PISCES, GADIDAE)

par

Fabienne STAINIER, Michel CHARDON et Pierre VANDEWALLE (1)

ABSTRACT.– The cephalic anatomy of the fivebeard rockling, *Ciliata mustela*, justifies its situation in the teleosts. It is a paracanthopterygian fish by the no-protrusion of the upper jaw and a well-developed levator maxillae superioris muscle; it is a Gadiforme by the arrangement of bones in the neurocranium. But the complexity, shape and sizes of some structures explain functional peculiarities in *Ciliata mustela*.

RÉSUMÉ.– L'anatomie céphalique de *Ciliata mustela* justifie sa position au sein des Téléostéens. C'est un Paracanthoptérygien par l'absence de protraction buccale et la présence d'un levator maxillae superioris bien développé ; c'est un Gadiforme par la composition du neurocrâne. La complexité, la forme et les dimensions de certaines structures soulèvent cependant des problèmes fonctionnels propres à *Ciliata mustela*.

Mots-clés : Anatomie, Gadiformes, *Ciliata mustela*, Squelette, muscles, ligaments.

La motelle à cinq barbillons, *Ciliata mustela* (Linnaeus, 1758) (*Motella mustela, Onos mustelus* in Poll, 1947) est un petit Gadidé que l'on peut rencontrer sous les pierres, dans la zone des marées, depuis la Péninsule Ibérique jusqu'à l'Islande.

Son anatomie, comme celle des autres Gadiformes, est partiellement connue (Poll, 1947; Mujib, 1967; Rosen et Patterson, 1969). Cependant,nous n'avons trouvé aucune étude où sont à la fois décrits les os, les muscles et les ligaments de la région céphalique et leurs relations. Dans le présent article consacré à *Ciliata mustela*, nous voulons décrire l'anatomie de la région céphalique (à l'exception de la corbeille branchiale) de façon aussi détaillée que possible en vue d'une interprétation fonctionnelle ultérieure. De plus, les données réunies dans ce travail pourraient s'avérer utiles à une meilleure compréhension des Gadiformes et des Paracanthoptérygiens.

Ce travail s'inscrit dans le cadre général de l'étude morpho-fonctionnelle de la région céphalique des Poissons littoraux entreprise précédemment par Vandewalle *et al.* (1982).

(1) Université de Liège, Institut de Zoologie, Laboratoire de Morphologie fonctionnelle, 22 quai Van Beneden, B - 4020 Liège.
P. Vandewalle, Chercheur Qualifié du Fonds National de la Recherche Scientifique de Belgique.

Cybium 1986, 10 (4) : 327 - 349.

Notre principal moyen d'expression est le dessin et nos commentaires se limiteront soit à citer certains détails de l'iconographie, soit à comparer nos observations avec les principaux travaux connus à ce jour.

La détermination des éléments squelettiques se fonde sur les travaux de Pehrson (1922), Daget (1964), Mujib (1967), Mac Allister (1968), Rosen et Patterson (1969), Vandewalle (1972), ainsi que sur la nomenclature proposée par Devillers (1958). Les ouvrages d'Allis (1919), de Freihofer (1963) et de Winterbottom (1974) nous ont aidés dans l'identification des structures nerveuses et musculaires.

Matériel et Méthodes

Nous avons observé, au moyen de dissections et de colorations à l'alizarine, les structures de la tête de 29 spécimens de *C. mustela* de longueurs comprises entre 6 et 19 cm. Les exemplaires furent récoltés dans les régions de Boulogne-sur-Mer et de Saint-Malo (France).

OBSERVATIONS ANATOMIQUES

Ostéologie

Tandis que le crâne est élevé et comprimé latéralement chez la plupart des Acanthoptérygiens, il tend à être aplati dorso-ventralement chez les Paracanthoptérygiens (Rosen et Patterson, 1969). C'est le cas chez *C. mustela.*

La région située en arrière des yeux relativement petits est particulièrement bien développée et prolonge parfaitement le profil du corps.

NEUROCRANE

La région ethmoïdienne

Le mésethmoïde est parcouru en avant par une grosse crête verticale sur laquelle pivote le patin cartilagineux des prémaxillaires (fig. 2).

Le vomer forme en avant une tête dentée sur laquelle sont articulés dorso-latéralement les maxillaires. Vers l'arrière, le vomer est étiré en une lame pointue, fixée à la face ventrale du parasphénoïde. La suture dentée qui unit les ethmoïdes latéraux au vomer (fig. 2) indiquerait qu'un élément enchondral entre dans sa constitution. Il s'agit peut-être d'un hypo-ethmoïde ventral. Cette situation est comparable à celle qu'ont décrite de la Hoz et Chardon (1975) chez le Gymnote *Sternopygus macrurus*, et Vandewalle et Ghiot (1986) chez le Silure *Pimelodus clarias.*

Les ethmoïdes latéraux et le mésethmoïde constituent la paroi des capsules nasales, tapissée d'un épithélium olfactif présentant de nombreux replis (poissons macrosmatiques selon Devillers, 1958) et percée du foramen olfactorium advehens (for. I, fig. 2). En arrière, ils forment avec les expansions latérales du parasphénoïde et des frontaux, la paroi antérieure de l'orbite (fig. 1 et 2).

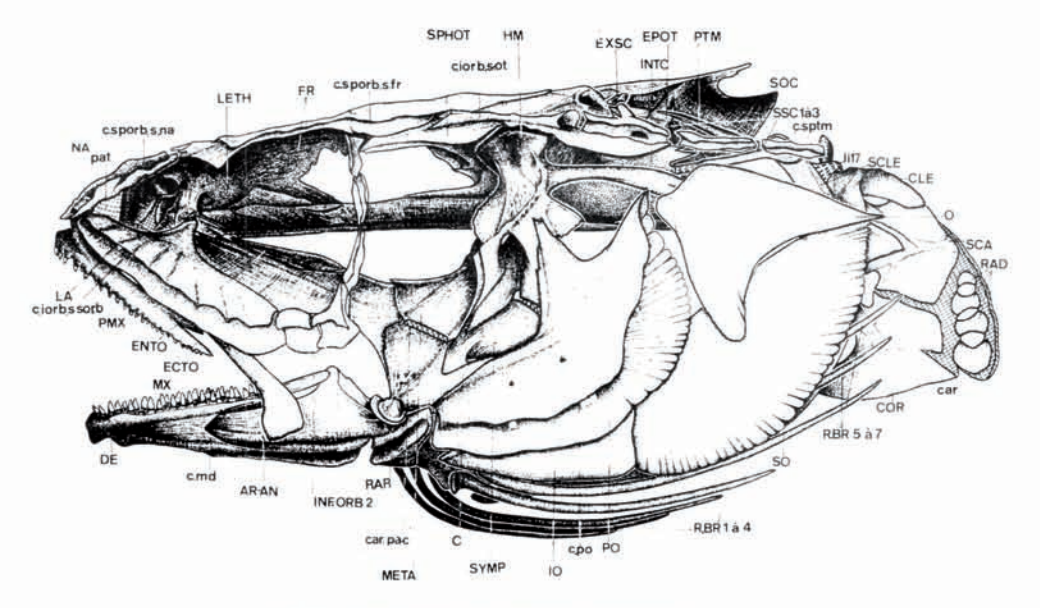


Fig. 1.– Vue latérale du squelette céphalique.

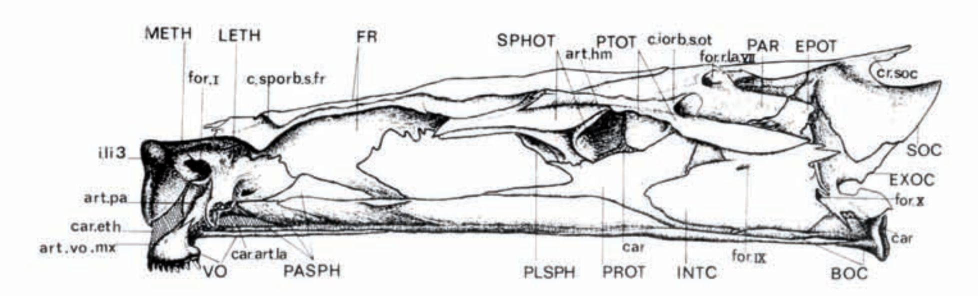


Fig. 2.– Vue latérale du neurocrâne.

L'ethmoïde latéral émet une expansion où est accroché le lacrymal (fig. 1, 3 et 6B). Elle présente en dessous de la base de celle-ci une facette légèrement déprimée sur laquelle est articulé le palatin (fig. 2 et 4).

Les nasaux, bien développés, portent la section antérieure du canal supraorbitaire (fig. 1 et 3).

La région orbito-temporale

Les orbitosphénoïdes et le basisphénoïde manquent, comme chez tous les Gadiformes et bon nombre d'autres Paracanthoptérygiens (Rosen et Patterson, 1969).

Les frontaux forment à l'avant une dépression médiane appelée « cavité muqueuse » (Mujib, 1967) où se fait la commissure entre les canaux supraorbitaires gauche et droit (fig. 3).

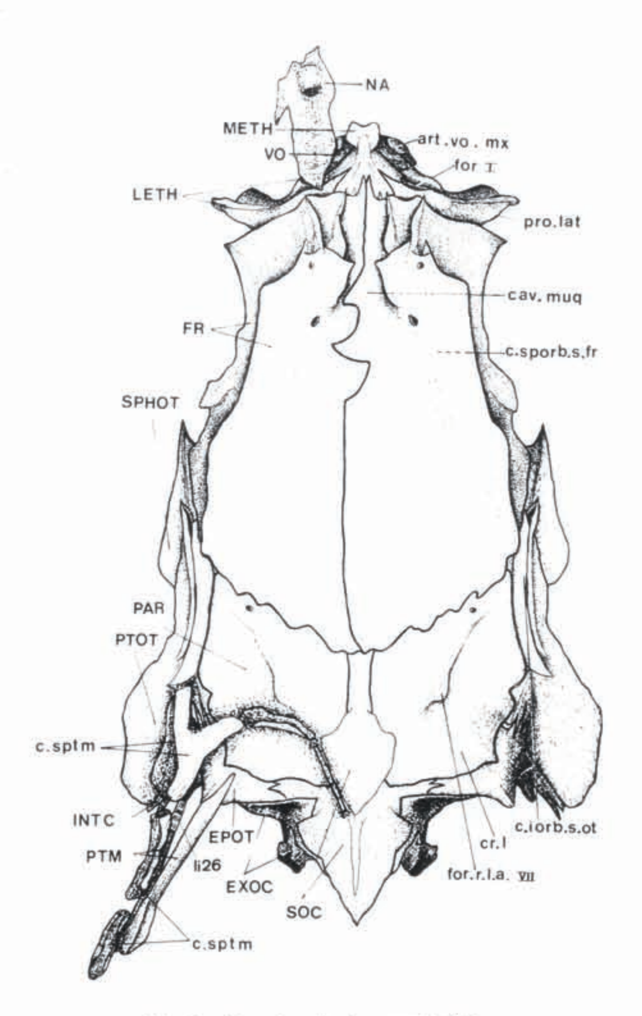


Fig. 3.– Vue dorsale du neurocrâne.

Les pleurosphénoïdes déterminent avec les prootiques le bord postérieur de l'espace interorbitaire ainsi que la limite antérieure des chambres trigémino-faciales.

Les sphénotiques participent avec les ptérotiques à la formation de dépressions latérales gauche et droite tapissées de cartilage, limitées antérieurement par un épais rebord sphénotique et allongées vers l'avant, le bas et l'intérieur. L'hyomandibulaire y est articulé (fig. 2).

Deux membranes tendues entre les frontaux, les pleurosphénoïdes, le parasphénoïde et les ethmoïdes latéraux déterminent un espace interorbitaire. Cet espace s'étend des sacs olfactifs à la région orbito-temporale et communique très largement avec la cavité crânienne. Ce type de crâne se rencontre au sein des Paracanthoptérygiens, chez les Gadidae, Merlucciidae et *Percopsis* (Rosen et Patterson, 1969). Il correspond au type *Salmo* dans lequel la cavité crânienne ne communique pas directement avec la capsule nasale et où les « nerfs olfactifs » traversent un

espace extra-crânien (cavum orbito-nasal) avant d'atteindre la cavité du sac olfactif.

Les séries circumorbitaires sont constituées de six infraorbitaires. Ils sont unis par des fibres. Les dermosphénotiques assurent la communication entre les sections sous-orbitaires et otiques des canaux infraorbitaires (au sens de Devillers, 1958). Les lacrymaux sont articulés aux ethmoïdes latéraux par un processus conique médio-dorsal.

La région otique

Le crâne est du type latéro-pariétal (fig. 3). Les pariétaux sont percés par le foramen du ramus lateralis accessorius du nerf facial (fig. 4). Ce rameau, absent ou peu développé chez les Téléostéens primitifs, connaît un développement important chez les Paracanthoptérygiens et chez un grand nombre d'Acanthoptérygiens. Ce caractère est à mettre probablement en parallèle avec une extension des récepteurs gustatifs à tout le corps et aux nageoires en particulier (Freihofer, 1963).

Les ptérotiques portent dorsalement la section otique des canaux infraorbitaires (fig. 2 et 3).

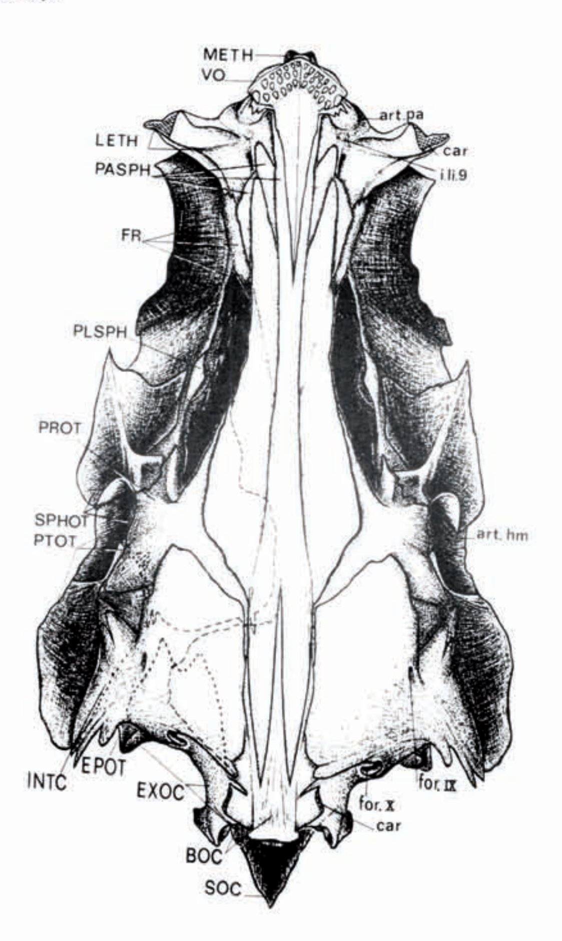


Fig. 4.– Vue ventrale du neurocrâne. A gauche, les traits interrompus indiquent les limites du prootique et du basioccipital, et les pointillés celles de l'exoccipital.

Les intercalaires sont particulièrement bien développés comme chez tous les Gadiformes (Rosen et Patterson, 1969). Ils recouvrent une partie des prootiques, des ptérotiques, des exoccipitaux et des basioccipitaux (fig. 4). Ils sont percés du foramen du nerf glossopharyngien (fig. 2 et 4).

Les prootiques se joignent sur la ligne médiane par une suture dentée et du cartilage (fig. 4); ce pont prootique est collé au parasphénoïde. Il n'y a donc pas de myodome postérieur. Les muscles occulaires (droits externes et internes) s'insèrent dans la paroi de l'orbite. Les prootiques contiennent, dans une dépression latérale, une chambre trigémino-faciale simplifiée (ch. tf, fig. 6A), réduite à la pars ganglionnaris par disparition de la commissure latérale : la veine jugulaire court dès lors à l'extérieur du neurocrâne et le trijumeau, le rameau palatin et la branche hyomandibulaire du facial sortent par le même foramen. Cette organisation de la chambre trigémino-faciale se retrouve chez tous les Gadiformes (Rosen et Patterson, 1969).

Chez *C. mustela*, on constate en plus la disparition de la lame interne prootique.

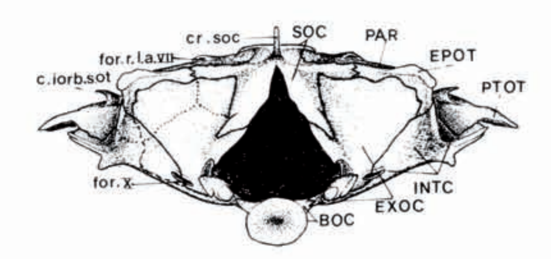


Fig. 5. – Vue postérieure du neurocrâne. A gauche, les traits interrompus indiquent les limites de l'exoccipital et les pointillés celles de l'épiotique et du supraoccipital.

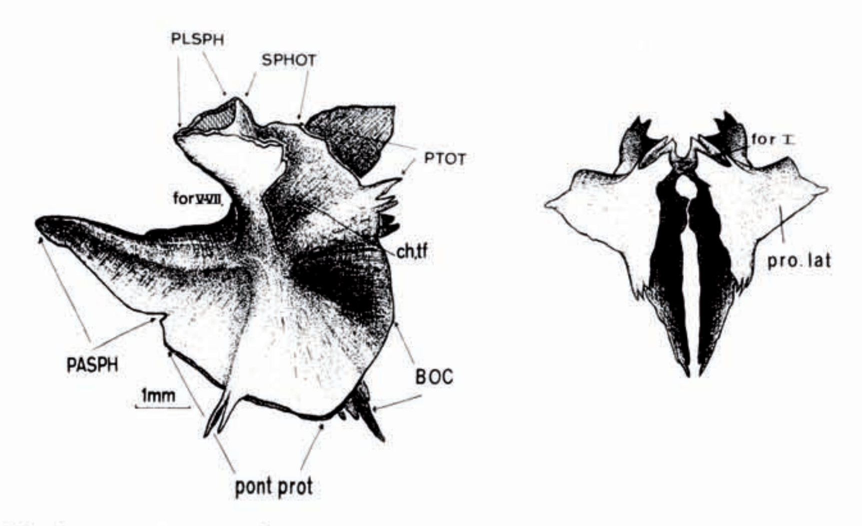


Fig. 6. – A gauche, vue latérale du prootique droit. Les contacts du prootique avec les os voisins sont indiqués par des flèches. A droite, vue dorsale des ethmoïdes latéraux.

La région occipitale

Le basioccipital, placé dans le prolongement du parasphénoïde, donne une allure rectiligne à la base du neurocrâne (fig. 2).

Les exoccipitaux, bien développés, sont percés du foramen du nerf vague. Leurs facettes d'articulation avec la colonne vertébrale sont limitées du côté externe par un contour osseux saillant. Elles sont inclinées vers le bas.

La commissure supratemporale est constituée de chaque côté d'un extrascapulaire (fig. 3). Les suprascapulaires sont au nombre de trois. Le premier assure la jonction de la commissure supratemporale et du canal infraorbitaire (fig. 3).

SPLANCHNOCRANE

Suspensorium

Le palatin est articulé sur l'ethmoïde latéral par une facette unique médiane, légèrement bombée (fig. 1, 2 et 8). Le tubercule qui surmonte la facette articulaire médiane est relié au prémaxillaire, du côté opposé, par un long ligament (li 2, fig. 8, 10A et 13). En dessous de cette articulation, juste derrière le vomer, le corps du palatin se prolonge par une saillie triangulaire (aile ventrale) unie au vomer par deux épais ligaments, l'un vertical (li 15) et l'autre antéro-postérieur (li 15', fig. 8). En arrière, le palatin est réuni par des fibres (li 22 et li 21) à l'entoptérygoïde et à l'ectoptérygoïde qu'il recouvre partiellement (fig. 13). Son bord interne est attaché à l'ethmoïde latéral par un ligament large et court (li 9, fig. 8 et 13). En avant, il émet un long processus latéral terminé par une tête articulée sur le maxillaire (fig. 8 et 10A).

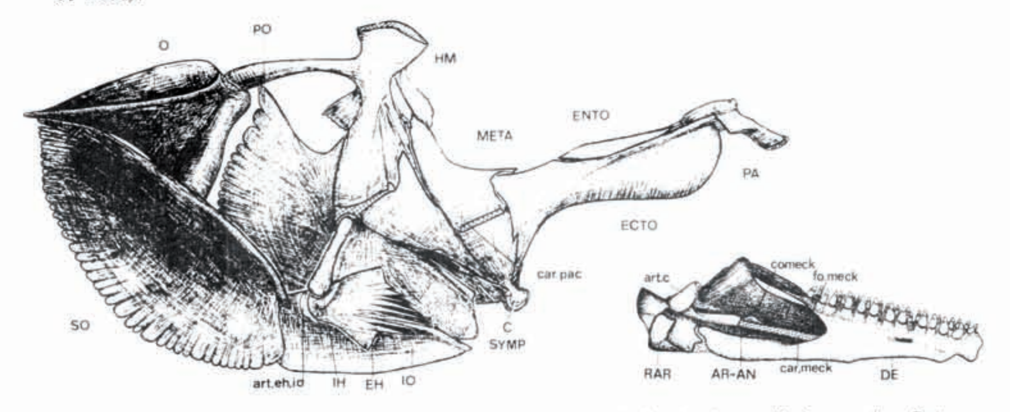


Fig. 7.– Vue interne de l'opercule, du suspensorium et de la demi-mandibule gauche. Cette dernière est séparée du carré pour montrer l'articulation.

Les autres os du suspensorium constituent un ensemble rigide.

L'hyomandibulaire participe à trois articulations importantes (fig. 1 et 9) :

- le long processus operculaire postérieur porte, à son extrémité cartilagineuse et convexe, l'operculaire ;
- la bande de cartilage qui sépare en avant l'hyomandibulaire du symplectique est creusée à la face interne du suspensorium d'une cavité dans laquelle est articulé dorsalement l'interhyal (fig. 7) ;

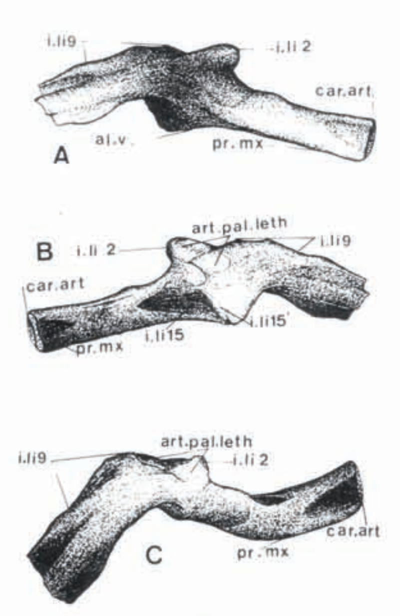


Fig. 8.– Vues latérales externe (A), interne (B) et vue dorsale (C) du palatin droit.

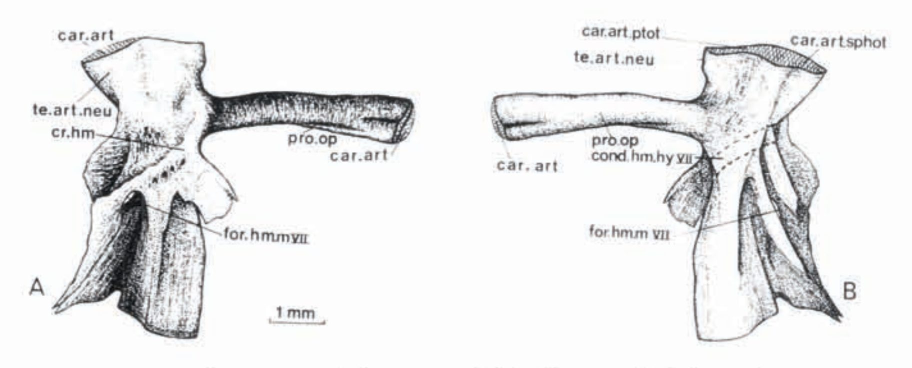


Fig. 9.– Vues latérales externe (A) et interne (B) de l'hyomandibulaire gauche.

- l'hyomandibulaire est articulé au neurocrâne par une tête unique couverte de cartilage et logée dans le sillon déjà décrit du sphénotique et du ptérotique. Cette articulation ne se rencontre que chez les Gadidae et chez le Percopsiforme *Sphenocephalus* sp. (Rosen et Patterson, 1969). Chez beaucoup d'autres Téléostéens en effet, il y a deux têtes d'articulation.

Les articulations antérieure (palatin) et postérieure (hyomandibulaire) du suspensorium sur le neurocrâne sont alignées, de sorte que son abduction devrait se réaliser sans torsion (Vandewalle, 1978).

L'hyomandibulaire est percé des foramens des rameaux mandibulaire et hyoïdien de la branche hyomandibulaire du facial (fig.9); le rameau mandibulaire traverse

ensuite le symplectique et suit alors la gouttière formée par le carré, le préoperculaire et le symplectique à la face interne du suspensorium, en direction de la mandibule (fig. 7).

Le carré s'engrène antéro-dorsalement dans le métaptérygoïde. Il présente un condyle latéro-ventral où est articulée la mandibule. Cette articulation est, par rapport à l'œil, située plus en arrière que chez les Gadidae et les Merlucciidae (Mujib, 1967).

Le préoperculaire, fermement attaché à l'hyomandibulaire et au carré, est parcouru par le canal préoperculaire.

Le suspensorium ne porte pas de dents palatines comme chez la plupart des Gadiformes actuels, ce qui est un caractère avancé (Rosen et Patterson, 1969).

La mandibule

L'avant de la mandibule est un peu en retrait par rapport à la mâchoire supérieure (fig. 1).

Les dentaires sont unis par une symphyse fibreuse (li 28, fig. 18) qui autorise un écartement des deux demi-mandibules. Le ligament maxillo-mandibulaire (li 15, fig. 17) s'étend du bord externe du dentaire à la face postéro-interne du maxillaire. Un second ligament (li 7, fig. 17), inclus dans les fibres du plancher buccal, est attaché en avant au dentaire près de la symphyse ; en arrière, il se divise en deux portions et est inséré d'une part sur la face ventrale du cératohyal et d'autre part sur le processus percopsoïde du quatrième rayon branchiostège.

L'articulo-angulaire est uni latéralement au maxillaire par un ligament associé au tendon de l'adducteur de la mandibule A1 (ligament primordial ou li 25, fig. 13). Il présente en arrière une surface articulaire en forme de selle, dont les flancs sont l'un interne et l'autre externe, et dont la convexité est dorsale. Cette selle reçoit le condyle du carré : l'articulation, entourée de fibres, constitue une diarthrose de type synoviale (li 13', fig. 16). Celle-ci est encore renforcée par le ligament (li 23, fig. 13) fixé d'une part à la face dorso-externe d'une saillie de l'articulo-angulaire, en arrière de la selle, et d'autre part au bord postérieur du condyle du carré.

Le rétroarticulaire est soudé aux articulo-angulaires et est uni aux interoperculaires par le ligament li 4 (fig. 7 et 13).

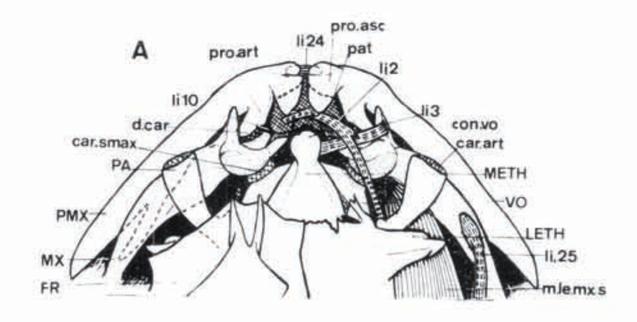
On trouve, à la face interne de l'articulo-angulaire, un reste du cartilage de Meckel et un petit corono-meckelien (fig. 7).

Le maxillaire

Le maxillaire mince et allongé dans sa portion inférieure se termine à son extrémité supérieure par une tête complexe (fig. 1 et 13). Il présente en avant une facette dirigée vers le haut et sur laquelle est articulé le processus maxillaire du palatin (fig. 10A, 10B et 13). Le ligament primordial (li 25) rejoint le corps du maxillaire en dessous de son articulation avec le palatin (fig. 10A et 13).

La tête du maxillaire présente :

- un condyle antérieur et interne qui l'articule au pré-maxillaire; la facette d'articulation de ce condyle dirigé vers l'avant, le haut et l'extérieur, est séparée du prémaxillaire par un petit disque cartilagineux biconcave. Dorsalement au condyle, une



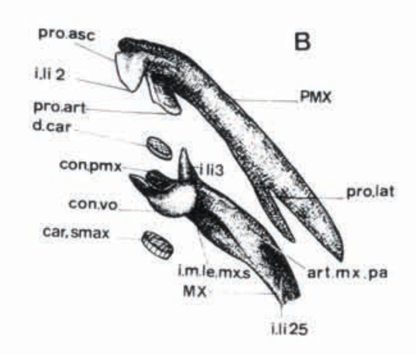


Fig. 10.– Vues dorsales de la région antérieure de la tête en A et du maxillaire et prémaxillaire en B.

pointe osseuse est unie par des fibres au prémaxillaire et au palatin (li 10) cartilagineux situé sous les prémaxillaires (fig. 10A).

- un important condyle postérieur d'articulation avec le vomer, doublé d'un disque cartilagineux biconcave (cartilage submaxillaire, Daget, 1964) (fig. 10A et 10B). La surface articulaire de ce condyle est dirigée vers l'avant, le bas et l'intérieur.
- une saillie latérale : le ligament 3, que croise latéralement le ligament 2, relie le mésethmoïde au bord antéro-externe de cette saillie (fig. 10A et 13).

Le prémaxillaire

Les prémaxillaires gauche et droit sont unis par le ligament li 24 (fig. 10A et 17).

Leurs processus ascendants sont rendus solidaires d'un patin cartilagineux médian par de nombreuses fibres (fig. 10A, 10B et 13). Un long ligament (li 2) joint l'extrémité supérieure du processus ascendant d'un prémaxillaire au palatin situé du côté opposé (fig. 10A et 13). Le prémaxillaire est articulé au maxillaire par un second processus dorsal (pro. art., fig. 10A, 10B et 13). Son extrémité inférieure est recouverte latéralement par le maxillaire lorsque la bouche est fermée (fig. 10A, 10B et 13).

Les barres hyoïdiennes

A l'avant des barres hyoïdiennes, il n'y a pas de basihyal.

Les hypohyaux 1 et 2 sont séparés par une suture cartilagineuse (fig. 11). L'hypohyal 1 gauche est séparé du droit par un sublingual cartilagineux (Nelson, 1969) qui autorise des mouvements importants des barres hyoïdiennes (fig. 17). La face externe du cératohyal est reliée au dentaire (près de la symphyse) par le ligament li 7 (fig. 17).

La suture entre le cératohyal et l'épihyal reste cartilagineuse, excepté au milieu de la face interne (fig. 11). L'épihyal présente une dépression dorsale où est articulé l'interhyal (fig. 7 et 11). Les deux os sont unis à ce niveau par de courtes fibres. L'épihyal montre en arrière une saillie arrondie articulée sur le flanc antérieur d'un bourrelet interne de l'interoperculaire (fig. 7 et 11). Une articulation entre l'interoperculaire et l'épihyal n'est pas fréquente ; elle a été notamment décrite chez *Blennius pholis* (Vandewalle *et al.*, 1982). Un ligament (li 27) unit l'épihyal et l'interoperculaire, juste en avant de l'articulation (fig. 11).

L'interhyal est articulé dorsalement dans une dépression du cartilage de la face interne du suspensorium située sous l'hyomandibulaire (fig. 7). Il y a, par côté, 7 rayons branchiostèges du type aciniforme (Mc Allister, 1968). Cependant, deux des individus examinés présentaient un rayon supplémentaire d'un côté, observation déjà faite par Mujib (1967) chez *Merlucius bilinearis*.

Le premier rayon est suspendu sous le cératohyal et les deux suivants sont articulés à la face interne (fig. 11B). Les rayons 4, 5 et 6 sont logés chacun dans un creux de la face interne du cératoyal tandis que le 7ème est fixé au cératohyal et à l'épihyal (fig. 11A). Le quatrième rayon porte à l'avant une excroissance, le processus percopsoïde (Mc Allister, 1968) sur lequel est fixé le ligament li 7 (fig. 11A et 17). Les sept rayons sont prolongés par la membrane branchiostège qui remonte jusqu'à la partie supérieure de l'operculaire.

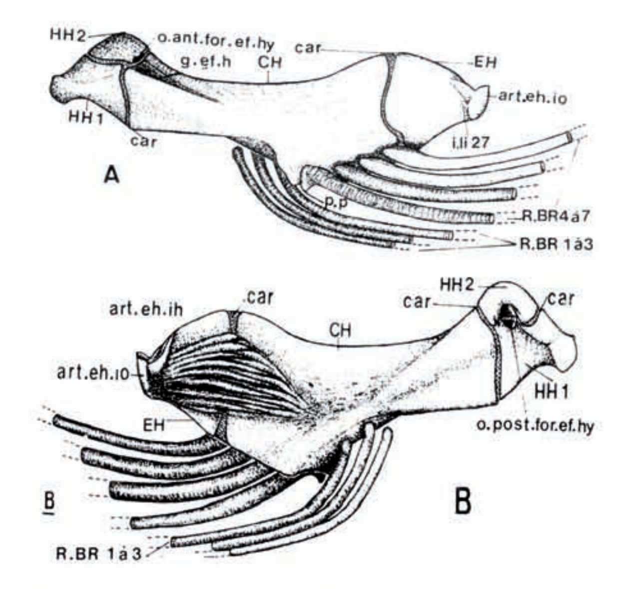


Fig. 11.– Vues latérales externe (A) et interne (B) de la moitié gauche de la barre hyoïdienne.

Le repli operculaire

L'opercule, par la courbure qu'il présente, contribue au bon profilage du poisson en donnant à l'arrière de la tête la même forme que le corps.

L'operculaire recouvre partiellement le sous-operculaire et y est attaché par de courtes fibres (li 29, fig. 13). Le bord antéro-dorsal de l'operculaire est épais et creusé d'une cavité où pénètre l'extrémité cartilagineuse du processus operculaire de l'hyomandibulaire (fig. 1 et 7). L'operculaire porte, en arrière, une épine qui prolonge une crête longitudinale interne. Il est, en avant, uni au préoperculaire par un repli cutané.

Le sous-operculaire est le plus grand des constituants du volet operculaire alors que, chez les Acanthoptérygiens, l'élément dominant de l'opercule est l'operculaire. Cette différence anatomique s'explique, selon Rosen et Patterson (1969), par le fait que, chez les Paracanthoptérygiens, le crâne tend à se comprimer dorso-ventralement.

A l'avant, le sous-operculaire passe sous le préoperculaire et l'interoperculaire (fig. 1). Un dispositif ligamentaire l'attache à l'operculaire (li 29, fig. 13) et à l'interoperculaire. L'interoperculaire est recouvert en partie par le préopercule (fig. 1 et 7). Il est renforcé tout le long de son bord dorsal. Un puissant ligament (li 4, fig. 13, 16 et 17) joint son extrémité antérieure au rétroarticulaire.

En arrière, il porte un gros bourrelet interne contre lequel est articulée l'extrémité postérieure de l'épihyal (art. eh. io., fig. 7).

LA CEINTURE SCAPULAIRE

La ceinture scapulaire limite en arrière la cavité branchiale (fig. 1). Chaque demi-ceinture est composée de cinq os (fig. 12).

Le post-temporal est une fourche qui, d'une part est fixée sur la face dorsale d'un processus postérieur de l'épiotique, plus précisément sur la partie caudale de la crête lambdoïdale (fig. 3 et 12) par du tissu conjonctif dense, d'autre part est unie à une proéminence du bord postérieur de l'intercalaire par le ligament li 26 (fig. 3 et 12). Ainsi, le post-temporal suspend la ceinture au neurocrâne. En arrière, côté interne, il présente une dépression dans laquelle est logée l'extrémité dorsale du supracleithrum. Les deux os sont réunis à ce niveau par du tissu conjonctif dense ; cette attache permet néanmoins au supracleithrum d'avoir une certaine liberté dans un plan parasagittal.

Le supracleithrum couvre le haut du cleithrum (fig. 12) et y est attaché par des fibres. Les deux os sont quelque peu mobiles l'un par rapport à l'autre.

Le ligament de Baudelot (li 17, fig. 12) unit la face interne du supracleithrum à la base de la première vertèbre chez les autres Paracanthoptérygiens. Chez les Acanthoptérygiens en revanche, il relie le supracleithrum au basioccipital (Rosen et Patterson, 1969).

Les cleithrums gauche et droit se joignent ventralement en une symphyse courte et relativement souple (fig. 1 et 12). Un bourrelet de cartilage sépare les deux os (fig. 17) et permet des petits mouvements des cleithrums l'un par rapport à l'autre.

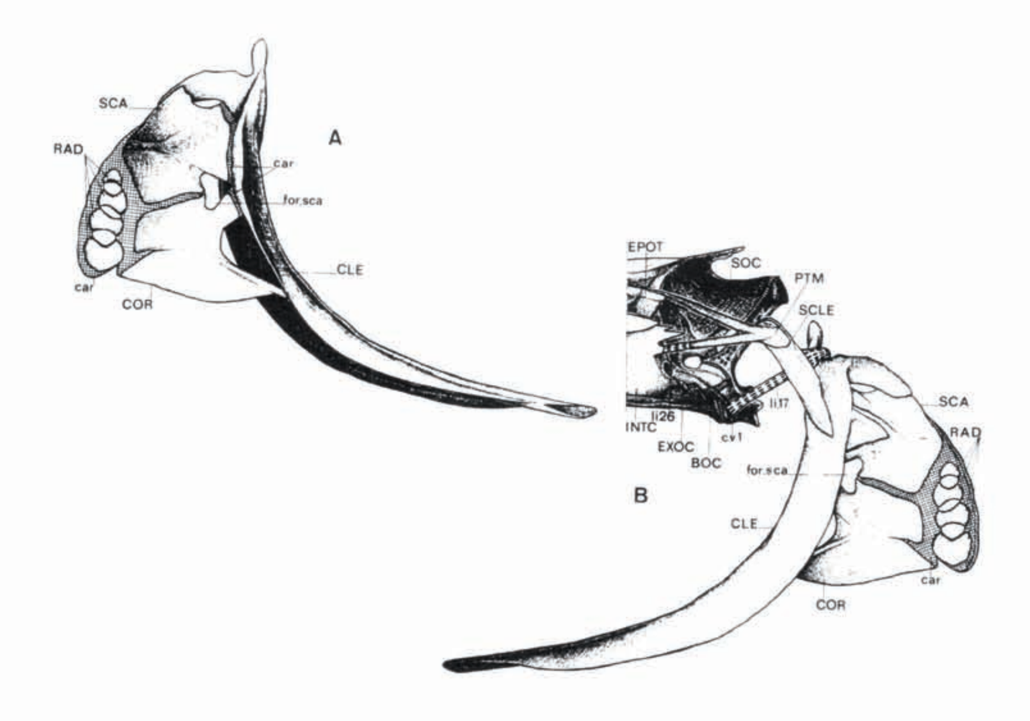


Fig. 12.– Vues latérales interne (A) et externe (B) de la moitié gauche de la ceinture scapulaire.

Chaque demi-ceinture présente encore une scapula et un coracoïde. Ces deux os sont unis en partie par une plaque de cartilage qui englobe quatre ptérygophores (fig. 12). Ils délimitent entre eux le foramen scapulaire (fig. 12); cette position du foramen distingue les Gadiformes de tous les autres Téléostéens (Mujib, 1967 ; Rosen et Patterson, 1969).

Chaque nageoire pectorale compte seize lépidotriches.

Musculature

Muscles des mâchoires

L'adducteur de la mandibule est composé de trois faisceaux :

Le faisceau superficiel correspond à la section A_1 de la nomenclature de Winterbottom (1974). Bien développé chez les Acanthoptérygiens, il est absent ou réduit chez les Paracanthoptérygiens (Rosen et Patterson, 1969). Chez *C. mustela*, il subsiste sous forme d'un petit feuillet musculaire dont les fibres sont, en avant,

associées au ligament primordial (li 25) et, en arrière, insérées sur l'aponévrose du faisceau sous-jacent ou section A_2 (fig. 13).

Cette section A_2 est une importante nappe qui couvre la majeure partie du suspensorium. Ses fibres sont fixées, en arrière, du bord des surplombs du sphénotique et du ptérotique jusqu'au symplectique et au préoperculaire (fig. 13); vers l'avant, les fibres convergent vers un gros tendon qui passe à la face interne de la mandibule (fig. 13 et 16). Le faisceau A_2 est plus important que chez d'autres Gadidés (observation personnelle) et que chez les Merluciidés décrits par Joppien (1970). Ce développement est sans doute lié, chez *C. mustela*, à la position antérieure de l'œil qui laisse libre à l'arrière une grande partie du suspensorium.

Le faisceau A_3 constitue la partie profonde de l'adducteur de la mandibule (fig. 13 et 15). Il est en partie séparé de A_2 par l'élévateur de l'hyomandibulaire et les fibres superficielles du levator maxillae superioris (fig. 13 et 14). Il est inséré en arrière sur le carré, le métaptérygoïde, une partie de la face interne de l'hyomandibulaire et sous les surplombs du sphénotique et du frontal (fig. 15). En avant, il est prolongé par un tendon qui fusionne avec celui du faisceau A_2 (fig. 15 et 16). Ce nouveau tendon suit la face interne de la mandibule, se divise bientôt en deux parties (fig. 16) :

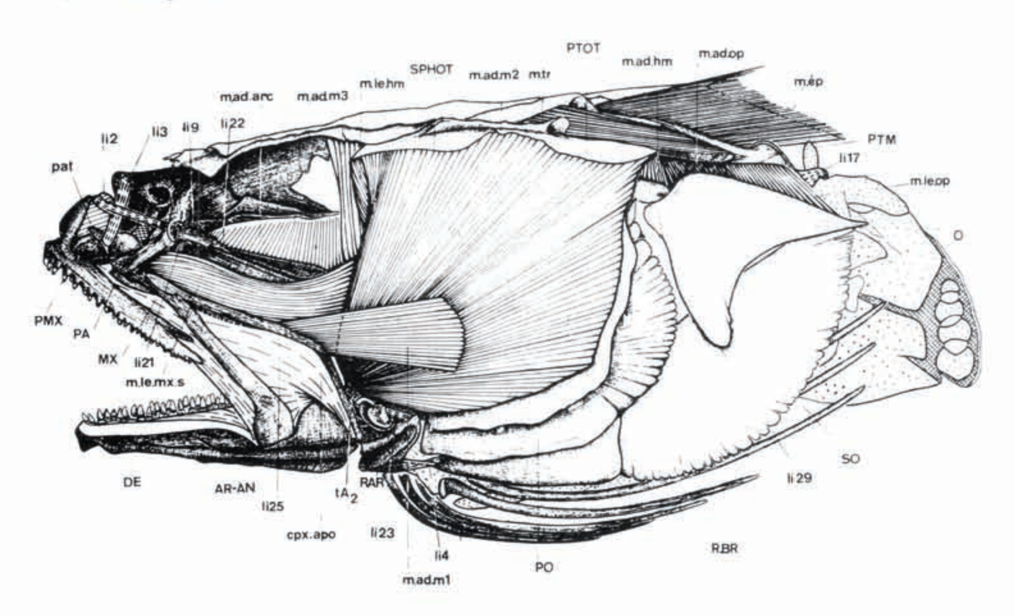


Fig. 13.– Vue latérale de la musculature céphalique.

- la première partie, où sont fixées les fibres antérieures de A_2, rejoint le tendon de l'adducteur ;
- la seconde partie ($TA_2p + A_3$) passe entre le tendon le plus interne de l'adducteur A_ω et la mandibule ; elle se divise elle-même en deux parties croisées : l'une, prolongement des fibres postérieures de A_3 (TA_3p, fig. 16), est fixée sur le corono-meckelien tandis que l'autre ($TA_2p + A_3a$) est attachée en arrière de cet os en passant sous les précédentes.

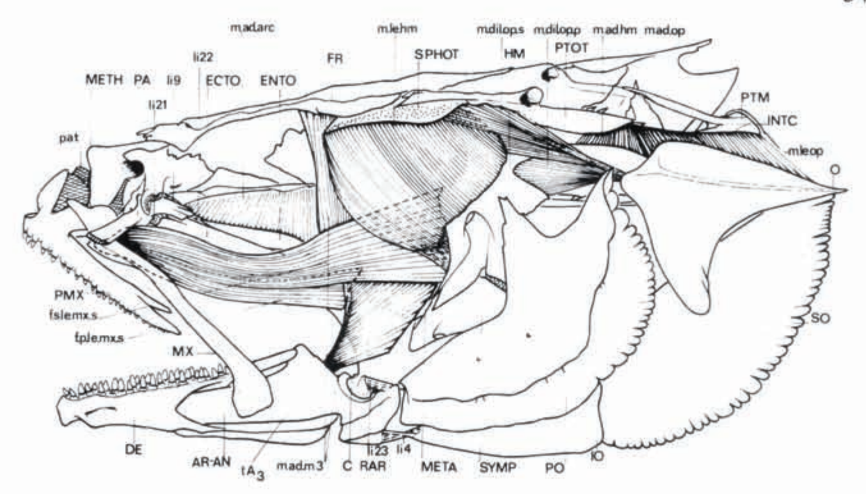


Fig. 14.– Vue latérale de la musculature céphalique. Les faisceaux A1 et A2 de l'adducteur de la mandibule ont été enlevés.

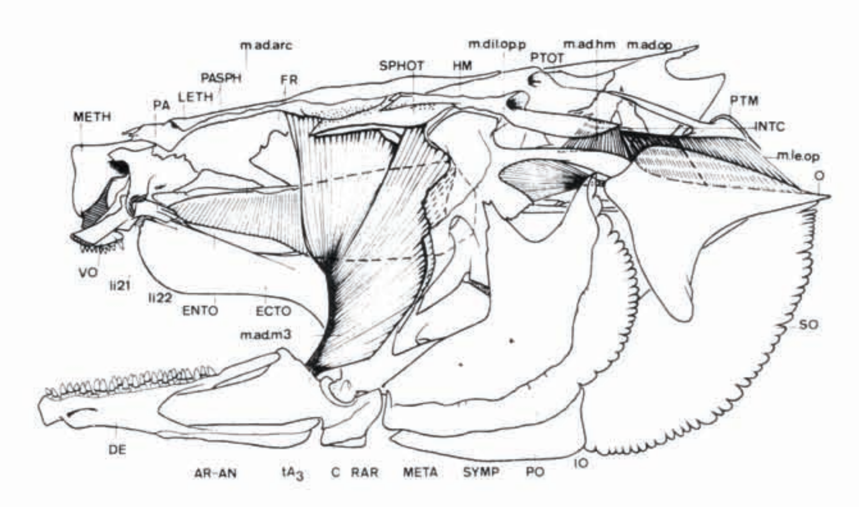


Fig. 15.– Vue latérale de la musculature céphalique. La mâchoire supérieure, les faisceaux A1 et A2 de l'adducteur de la mandibule, le levator maxillae superioris, l'élévateur de l'hyomandibulaire et le faisceau superficiel du dilatateur de l'opercule ont été enlevés. Les traits interrompus délimitent l'adducteur de l'arc palatin.

Le levator maxillae superioris est un long muscle cylindrique (fig. 13 et 14). Il recouvre presque tout l'avant du suspensorium. Un court tendon le fixe en haut de la face interne du maxillaire (fig. 10). En arrière, il est divisé en faisceaux superficiel et profond, situés de part et d'autre de A3 (fig. 14). Le faisceau superficiel est inséré sur l'hyomandibulaire et le symplectique et le faisceau profond est attaché sur le métaptérygoïde et l'ectoptérygoïde. Ce muscle correspond exactement à la définition qu'en donnent Rosen et Patterson (1969). Il serait, selon Winterbottom (1974), une différenciation interne du faisceau A_1.

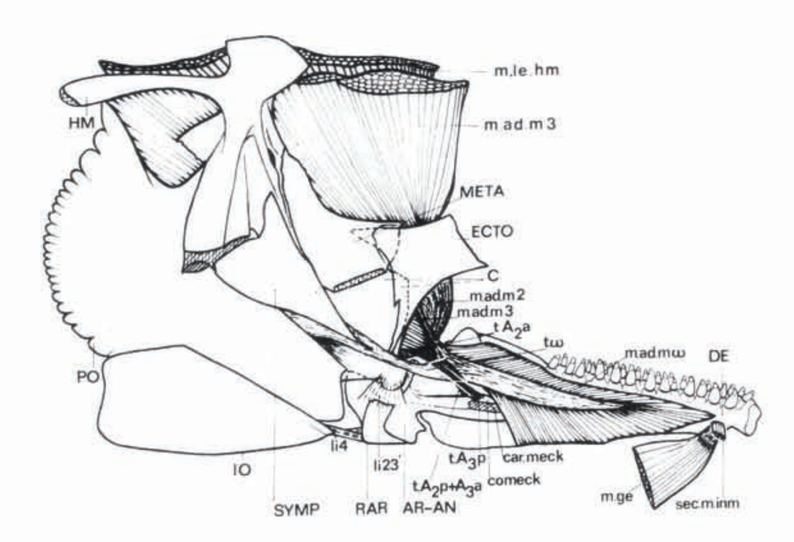


Fig. 16.– Vue interne du splanchnocrâne illustrant la complexité des structures en rapport avec les faisceaux A2 et A3 de l'adducteur de la mandibule et l'adducteur.

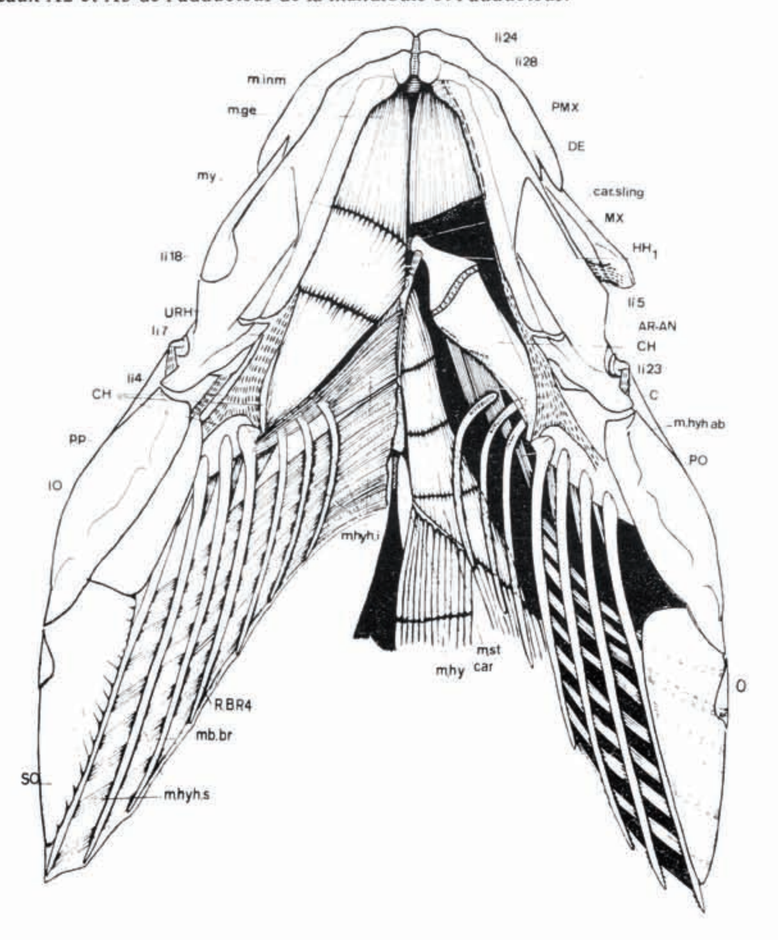


Fig. 17.– Vue ventrale de la tête. L'interoperculaire, la membrane branchiostège, l'hyohyoïdien inférieur et une partie du géniohyoïdien ne sont pas représentés dans la partie droite du dessin.

L'adducteur A_ω de la mandibule est un muscle penné, situé à la face interne de la mandibule (fig. 16) et inséré en avant sur l'articulo-angulaire et le dentaire. En arrière, son tendon est divisé en deux portions :
- l'une, attachée à la face interne du préoperculaire et du carré (en arrière du condyle articulaire de celui-ci);
- l'autre, confondue avec la portion TA_2a du tendon commun aux faisceaux A_2 et A_3 (fig. 16).

L'intermandibulaire est un petit faisceau qui unit les dentaires gauche et droit au-dessus de l'insertion des géniohyoïdiens (fig. 16 et 17).

Muscles qui joignent le suspensorium au neurocrâne

L'élévateur de l'hyomandibulaire, muscle épais et large, borde en arrière l'orbite (fig. 13 et 14). Il est presque entièrement recouvert par le faisceau A_2. Il est inséré d'une part sous le surplomb du sphénotique et, d'autre part, sur une grande partie de l'hyomandibulaire.

L'adducteur de l'arc palatin et l'adducteur de l'hyomandibulaire sont deux muscles distincts chez *C. mustela,* alors qu'ils n'en constituent qu'un chez *Merluccius merluccius* (Joppien, 1970) (fig. 13 et 14).

L'adducteur de l'arc palatin est un large muscle qui tapisse tout le plancher de l'orbite (fig. 15). Il est inséré d'une part sur la face interne du suspensorium, de l'hyomandibulaire au palatin, d'autre part sur le parasphénoïde et le prootique (fig. 13, 14 et 15).

L'adducteur de l'hyomandibulaire est un petit faisceau qui joint le processus operculaire de l'hyomandibulaire au ptérotique et à l'intercalaire (fig. 13, 14 et 15).

Musculature qui joint l'opercule au neurocrâne

Le dilatateur de l'opercule est composé de plusieurs faisceaux et est scindé en deux parties bien distinctes :
- un dilatateur superficiel (fig. 14 et 15) dont les fibres d'une part sont insérées sous les surplombs du sphénotique et du ptérotique et, d'autre part, convergent vers un tendon fixé sur la pointe antérieure de l'opercule ; il couvre partiellement l'élévateur de l'hyomandibulaire ;
- un dilatateur profond en forme d'éventail (fig. 14 et 15) qui est fixé d'un côté sous le processus operculaire de l'hyomandibulaire et de l'autre sur la pointe antérieure de l'opercule.

L'élévateur et l'adducteur de l'opercule constituent une même nappe musculaire. Les fibres postérieures, insérées sur l'operculaire et le post-temporal, sont situées dans un plan presque vertical. Progressivement, d'arrière en avant, les fibres s'inclinent pour se fixer à la base du neurocrâne sur l'intercalaire. Ainsi les fibres postérieures peuvent être considérées comme constituant un élévateur de l'opercule tandis que les antérieures ont sans doute un rôle dans l'adduction de l'opercule.

Musculature ventrale

Le géniohyoïdien est un long muscle plus ou moins cylindrique constituant une grande partie du plancher buccal. Il est divisé en trois par deux septes transversaux (fig. 17). Les géniohyoïdiens gauche et droit s'unissent en avant sur la ligne médiane par leur aponévrose tandis qu'ils s'écartent l'un de l'autre en arrière. Leurs fibres sont terminées à l'avant par un court tendon fixé sur les dentaires, près de la symphyse mandibulaire. En arrière, elles sont insérées sur le bord ventral du cératohyal, en avant du quatrième rayon branchiostège (fig. 17). De plus, l'aponévrose du muscle s'attache en arrière sur le bord antéro-ventral des trois premiers rayons branchiostèges et sur la face postérieure externe.

Le sternohyoïdien est, comme chez la plupart des Téléostéens, inséré sur l'urohyal d'une part, sur les cleithra d'autre part. Il est prolongé en arrière par la musculature hypaxiale.

Il est possible de distinguer trois muscles hyohyoïdiens (fig. 17) :

- un hyohyoïdien supérieur qui s'étend du raphé médian au premier rayon branchiostège, ensuite de chaque rayon branchiostège au suivant, enfin du septième rayon branchiostège à la face interne du sous-operculaire et de l'operculaire ;
- un hyohyoïdien inférieur qui s'étale du raphé médian aux quatre premiers rayons branchiostèges ;
- un hyohyoïdien que nous appelons abducteur, qui unit le cératohyal à chaque rayon branchiostège.

SYNTHESE

Malgré la complexité des structures osseuses, musculaires et ligamentaires de la tête de *C. mustela*, on y retrouve un grand nombre de caractères qui justifient sa position systématique.

C'est un Paracanthoptérygien :

- Les prémaxillaires sont peu protractiles. - Les trois processus du prémaxillaire définis par Rosen et Patterson (1969) et par Mujib (1967) sont présents. - Le sous-operculaire est le plus grand constituant de l'opercule alors que chez les Acanthoptérygiens l'élément dominant est l'operculaire. Cette différence anatomique s'explique, selon Rosen et Patterson (1969), par le fait que chez les Paracanthoptérygiens, le crâne tend à se comprimer dorso-ventralement. - Il existe un processus percopsoïde au niveau du quatrième rayon branchiostège. - Le ligament de Baudelot est attaché au corps de la première vertèbre. Chez les Acanthoptérygiens, en revanche, il relie le supracleithrum au basioccipital (Rosen et Patterson, 1969). - La section A_1 de l'adducteur de la mandibule est peu développée alors que chez les Acanthoptérygiens A_1 est très important. - Le muscle levator maxillae superioris est présent et compte deux faisceaux dont l'interne est moins développé. - La division externe de l'adducteur mandibulaire A_1 est présente, plus petite que chez un Acanthoptérygien mais non « réduite » comme le disent Greenwood *et al.* (1966). - L'en-

semble formé par l'adducteur de l'arc palatin et celui de l'hyomandibulaire est très large et se termine en arrière sur le processus operculaire de l'hyomandibulaire. - Les ligaments classiques du museau tels que li 1 et li 3 (Rosen et Patterson, 1969) sont également présents.

Les principaux caractères des Gadiformes se retrouvent :
- Il n'y a pas d'orbitosphénoïde ni de basisphénoïde. - Il n'existe pas de myodome postérieur. L'absence ou la réduction du myodome postérieur caractérise tout l'ordre des Gadiformes et la plupart des autres Paracanthoptérygiens (Rosen et Patterson, 1969). Cette situation, rare chez les Téléostéens, correspondrait, selon Allis (1919), à une organisation primitive du crâne car elle ressemble à celle d'Actinoptérygiens primitifs. Aujourd'hui, on l'interprète plutôt comme une réduction : il existe en effet divers degrés de réduction du myodome parmi les Gadidae et même au sein du seul genre *Gadus* (Devillers, 1958); de plus, il y a des Téléostéens primitifs, comme *Elops* ou beaucoup d'Ostéoglossiformes (Taverne, 1974, 1979), qui possèdent un myodome. - La chambre trigémino-faciale est réduite à la pars ganglionaris par disparition de la commissure latérale. - Les sept rayons branchiostèges sont aciniformes. - Le foramen scapulaire est situé à la limite de la scapule et du coracoïde.

C. mustela est cependant un Gadiforme particulier qui se différencie des espèces classiques de l'ordre. - Le crâne est proportionnellement moins haut et moins étroit. - Les yeux sont moins grands et la région post-orbitaire du crâne est plus allongée. - Le palatin présente un processus cartilagineux postérieur qui recouvre l'ectoptérygoïde. - Le processus operculaire de l'hyomandibulaire est plus long. - Le volet operculaire et la région postérieure du suspensorium sont plus bombés vers l'extérieur. - Le faisceau A_2 de l'adducteur de la mandibule est plus important. - Il y a un adducteur de l'arc palatin distinct de celui de l'hyomandibulaire.

L'étude anatomique a révélé beaucoup d'autres détails, particularités ou caractères autres que ceux qui sont énumérés dans les lignes qui précèdent. L'absence de termes de comparaison empêche de les utiliser à des fins systématiques. Cependant, ils soulèvent de nombreux problèmes fonctionnels. La complexité du système tendineux des faisceaux de muscles A_3 et A_ω, par exemple, suggère des performances particulières des mécanismes buccaux. La forme de l'articulation de l'hyomandibulaire sur le neurocrâne laisse supposer des mouvements du suspensorium exceptionnels chez les Téléostéens.

L'appréciation de l'originalité des structures de la région céphalique de *C. mustela* devrait permettre de mieux comprendre en quoi ce petit Gadiforme est adapté à un comportement amphibie, indispensable à la survie dans la zone des marées.

Remerciements.– Ce travail a été réalisé dans le cadre du programme F.R.S.M. n° 3.9006.78. Nous remercions très vivement Madame Kuborn qui a dactylographié notre manuscrit.

RÉFÉRENCES

ALLIS E.P., 1919.– The myodome and trigemino-facialis chamber of fishes and the corresponding cavities in higher Vertebrates. *J. Morph.*, 32 : 207-326.

DAGET J., 1964.– Le crâne des Téléostéens. *Mém. Mus. Hist. Nat. Zool.*, sér. A, 31 : 163-342.

DEVILLERS C., 1958. – Le crâne des Poissons. *In* : Traité de Zoologie, P.-P. Grassé, éd. Masson et Cie, Paris, t. XIII, fasc. 1, 551-687.

FOREY P.L., 1973.– A revision of the Elopiform fishes, fossil and recent. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.)*, Suppl., 222 p.

FREIHOFER W.C., 1963.– Patterns of the ramus lateralis accessorius and their systematic significance in Teleostean fishes. *Stanf. Ichthyol. Bull.*, 8 : 80-189.

GREENWOOD P.H., ROSEN D.E., WEITZMAN S.H. & MYERS G.S., 1966.– Phyletic studies of Teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 131 : 339-456.

HOZ (de la) E. & CHARDON M., 1975.– Le squelette de la région ethmoïdienne chez les Gymnotoïdei (Téléostei Ostariophysi). *Ann. Sc. Nat. Zool.*, sér. 12, 17 : 121-140.

JOPPIEN H., 1970.– Vergleichend - anatomische und funktions-analytische Untersuchungen an den Kiefer - und Kiemenapparaten der raüberischen Knochenfische *Aphanopus* und *Merluccius*. *Zool. Beitr.*, 16 : 263-385.

MUJIB K.A., 1967.– The cranial osteology of the Gadidae. *J. Fish. Res. Bd. Canad.*, 24 : 1315-1375.

Mc ALLISTER D.E., 1968.– The evolution of branchiostegals and associated opercular, gular and hyoid bones and the classification of Teleostome fishes living and fossil. *Nat. Mus. Canad. Bull.*, (221), Biol. Ser. (77), 239 p.

NELSON G.J., 1969.– Gill arches and the phylogeny of fishes with notes on the classification of Vertebrates. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, 141 : 427-552.

PEHRSON T., 1922.– Some points in the cranial development of teleostomian fishes. *Acta Zool.*, 3 : 63 p.

POLL M., 1947.– Poissons marins. *In* : Faune de Belgique, Bruxelles, 452 p.

ROSEN D.E. & PATTERSON C., 1969.– The structure and relationships of the Paracanthopterygian Fishes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 141 : 361-474.

TAVERNE L., 1974.– L'ostéologie d'*Elops* Linné, C., 1766 (Pisces Elopiformes) et son intérêt phylogénétique. *Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sc., Coll. in-8°, 2e sér.*, 41 (2) : 1-96.

– 1979.– Ostéologie, phylogenèse et systématique des Téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. *Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sc., Coll. in-8°, 2e sér.*, 43 (3) : 1-168.

VANDEWALLE P., 1972.– Ostéologie et myologie de *Tilapia guineensis* (Bleeker 1862). *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Sc. Zool.*, (196) : 1-50.

– 1978.– Analyse des mouvements potentiels de la région céphalique du goujon *Gobio gobio* (L.) (Poissons, Cyprinidae). *Cybium*, (3) : 15-33.

VANDEWALLE P. & GHIOT F., 1986.– Notes on the ethmoid region of *Pimelodus clarias*. *Cybium*, 10 (2) : 204-206.

VANDEWALLE P., SEILLER Ph. & CHARDON M., 1982.– Particularités anatomiques et fonctionnelles de la région céphalique de *Blennius pholis* L. (Pisces, Blenniidae). *Cybium*, 6 (4) : 73-94.

WINTERBOTTOM R., 1974.– A description synonymy of the striated muscles of the Teleostei. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, 125 : 225-317.

Reçu le 23.01.86
Accepté pour publication le 24.02.86

ANNEXE

LISTE DES ABRÉVIATIONS

al. v.	:	aile ventrale du palatin ;
AR - AN	:	articulo-angulaire ;
art. c.	:	facette où s'articule le carré ;
art. eh. ih.	:	facette de l'épihyal où s'articule l'interhyal ;
art. eh. io.	:	condyle de l'épihyal articulé à l'interoperculaire ;
art. hm	:	zone du neurocrâne où s'articule l'hyomandibulaire ;
art. mx. pa	:	facette du maxillaire où s'articule le palatin ;
art. pa	:	zone du neurocrâne où s'articule le palatin ;
art. pal. leth.	:	facette d'articulation du palatin sur le neurocrâne ;
art. vo. mx	:	facette du vomer où s'articule le maxillaire ;
BOC	:	basioccipital ;
C	:	carré ;
car	:	cartilage ;
car. art.	:	cartilage articulaire ;
car. art. la	:	cartilage où s'articule le lacrymal ;
car. art. ptot	:	cartilage articulaire du ptérotique ;
car. art. sphot	:	cartilage articulaire du sphénotique ;
car. eth.	:	cartilage ethmoïdien ;
car. meck	:	cartilage de Meckel ;
car. pac	:	cartilage palatocarré ;
car. sling	:	cartilage sublingual ;
car. smax	:	cartilage sous-maxillaire ;
cav. muq	:	cavité muqueuse ;
CH	:	cératohyal ;
ch. tf	:	chambre trigémino-faciale ;
c. iorb. s. ot	:	canal infraorbitaire, section otique ;
c. iorb. s. sorb	:	canal infraorbitaire, section sous-orbitaire ;
CLE	:	cleithrum ;
c. md	:	canal mandibulaire ;
co-meck	:	corono-meckelien ;
con. pmx	:	condyle prémaxillaire du maxillaire ;
con. vo	:	condyle du maxillaire qui s'articule sur le vomer ;
cond. hm. hy VII	:	conduit du rameau hyoïdien de la branche hyomandibulaire du nerf facial ;
COR	:	coracoïde ;
c. po	:	canal préoperculaire ;
cpx. apo	:	complexe aponévrotique ;
cr. hm	:	crête de l'hyomandibulaire ;
cr. l	:	crête lambdoïdale ;
cr. soc	:	crête supraoccipitale ;
c. sporb. s. fr	:	canal supraorbitaire, section frontale ;
c. sporb. s. na	:	canal supraorbitaire, section nasale ;
c. sptm	:	canal supratemporal ;
c. v. 1	:	corps vertébral de la première vertèbre ;
d. car	:	disque cartilagineux ;
DE	:	dentaire ;
ECTO	:	ectoptérygoïde ;
EH	:	épihyal ;
ENTO	:	entoptérygoïde ;
EPOT	:	épiotique ;
EXOC	:	exoccipital ;
fo. meck	:	fosse meckelienne ;
for I	:	foramen olfactorium advehens ;
for II	:	« foramen » du nerf optique ;
for V - VII	:	ouverture de la chambre trigémino-faciale ;
for IX	:	foramen du nerf glossopharyngien ;
for X	:	foramen du nerf vague ;
for. hm. m. VII	:	foramen du rameau mandibulaire de la branche hyomandibulaire du nerf facial ;
for. r. l. a VII	:	foramen du ramus lateralis accessorius du nerf facial ;
for. sca	:	foramen scapulaire ;

f. p. le. mx. s : faisceau profond du levator maxillae superioris ;

FR : frontal ;

f. s. le. mx. s : faisceau superficiel du levator maxillae superioris ;

g. ef. h. : gouttière de l'artère afférente hyoïdienne ;

HH 1, 2 : hypohyal 1 ou 2 ;

HM : hyomandibulaire ;

IH : interhyal ;

i, li ... : insertion du ligament... ;

m. l. le. mx. s : insertion du muscle levator maxillae superioris ;

INF. ORB. 2 : infraorbitaire 2 ;

INTC : intercalaire ;

IO : interoperculaire ;

LA : lacrymal ;

LETH : ethmoïde latéral ;

li 2 : ligament qui joint le processus ascendant du prémaxillaire au palatin du côté opposé ;

li 3 : ligament qui joint le sommet antérieur du maxillaire au mésethmoïde ;

li 4 : ligament qui relie le rétroarticulaire à l'interoperculaire ;

li 7 : ligament qui joint le dentaire au cératohyal et à la projection percopsoïde du 4ème rayon branchiostège ;

li 9 : ligament qui joint la face latérale de l'ethmoïde latéral au palatin ;

li 10 : ligament qui relie la face postéro-latérale du palatin au processus postéro-médial du maxillaire ;

li 15 : ligament dorso-ventral qui relie le palatin au vomer ;

li 15' : ligament antéro-postérieur qui relie le palatin au vomer ;

li 17 : ligament qui relie le supracleithrum au premier corps vertébral (ligament de Baudelot) ;

li 18 : ligament qui joint le 1er hypohyal à l'urohyal ;

li 21 : fibres ligamentaires joignant l'ectoptérygoïde au palatin ;

li 22 : fibres ligamentaires joignant l'entoptérygoïde au palatin ;

li 23 : ligament qui unit le condyle du carré à l'articulo-angulaire ;

li 23' : fibres ligamentaires qui joignent les bords internes des facettes articulaires du carré et de l'articulo-angulaire ;

li 24 : fibres ligamentaires unissant les prémaxillaires au niveau de leur symphyse ;

li 25 : ligament en association tendineuse avec le m. ad. m1, et qui joint la face externe de l'articulo-angulaire au bord postero-latéral du corps maxillaire (ligament primordial) ;

li 26 : ligament joignant la branche ventrale du post-temporal au neurocrâne (intercalaire) ;

li 27 : ligament joignant la face interne de l'interoperculaire à la face externe de l'épihyal ;

li 28 : fibres ligamentaires unissant les dentaires au niveau de leur symphyse ;

li 29 : fibres ligamentaires joignant l'operculaire au sous-operculaire ;

m. ad. arc : muscle adducteur de l'arc palatin ;

m. ad. hm : muscle adducteur de l'hyomandibulaire ;

m. ad. m. 1, 2, 3 : muscle adducteur de la mandibule A1, A2, A3 ;

m. ad. m ω : muscle adducteur de la mandibule A_{ω} ;

m. ad. op : muscle adducteur de l'opercule ;

mb. br : membrane branchiostège ;

m. dil. op. p : muscle dilatateur de l'opercule, faisceau profond ;

m. dil. op. s : muscle dilatateur de l'opercule, faisceau superficiel ;
m. ép : musculature épaxiale ;
META : métaptérygoïde ;
METH : mésethmoïde ;
m. ge : muscle géniohyoïdien ;
m. hy : musculature hypaxiale ;
m. hyh. ab : muscle hyohyoïdien abducteur ;
m. hyh. i : muscle hyohyoïdien inférieur ;
m. hyh. s : muscle hyohyoïdien supérieur ;
m. inm : muscle intermandibulaire ;
m. le. hm : muscle élévateur de l'hyomandibulaire ;
m. le. mx. s : muscle levator maxillae superioris ;
m. le op. : muscle élévateur de l'opercule ;
m. st : muscle sternohyoïdien ;
m. tr : muscle trapèze ;
MX : maxillaire ;
my : myosepte ;
NA : nasal ;
O : operculaire ;
o. ant. for. ef. hy : orifice antérieur du foramen de l'artère efférente hyoïdienne ;
0. post. for. ef. hy : orifice postérieur du foramen de l'artère efférente hyoïdienne ;
PA : palatin ;
PAR : pariétal ;
PASPH : parasphénoïde ;
pat : patin cartilagineux des prémaxillaires ;
PLSPH : pleurosphénoïde ;
PMX : prémaxillaire ;
PO : préoperculaire ;
pont prot : pont prootique ;
p. p : processus percopsoïde ;
pro. art : processus articulaire du prémaxillaure ;
pro. asc : processus ascendant du prémaxillaire ;
pro. lat : processus latéral ;
pro. mx : processus maxillaire du palatin ;
pro. op : processus operculaire de l'hyomandibulaire ;
PROT : prootique ;
PTM : post-temporal ;
PTOT : ptérotique ;
RAD : radial ou ptérygophore;
RAR : rétroarticulaire ;
R. BR. 1 à 7 : rayons branchiostèges 1 à 7 ;
SCA : scapula ;
SCLE : supracleithrum ;
sec. m. inm : section du muscle intermandibulaire ;
s. m. d . septum médian dorsal ;
SO : sous-operculaire ;
SOC : supraoccipital ;
SPHOT : sphénotique ;
SSC 1 à 3 : suprascapulaires 1 à 3 ;
SYMP : symplectique ;
t A2 : tendon de l'adducteur A2 de la mandibule ;
t A2a : tendon des fibres antérieures de l'adducteur de la mandibule A2 ;
t A2p + A3 : tendon commun aux fibres postérieures de l'adducteur A2 et aux fibres de l'adducteur A3 de la mandibule ;
t A2p + A3 a : tendon commun aux fibres postérieures de l'adducteur A2 et aux fibres antérieures de l'adducteur A3 de la mandibule ;
t A3 : tendon de l'adducteur A3 de la mandibule ;
t A3p : tendon des fibres postérieures de l'adducteur A3 de la mandibule ;
t ω : tendon de l'adducteur A ω de la mandibule ;
te. art. neu : tête de l'hyomandibulaire qui s'articule sur le neurocrâne ;
V O : vomer ;